

POPULATION PEUPEMENT ET STATIONS

La population étant la pièce élémentaire de l'écosystème, on a ici pour objectif de caractériser au mieux les populations et leur dynamique. Les applications pratiques de cette étude des populations sont courantes. Par exemple, la connaissance de la structure et de la dynamique d'une population d'insectes forestiers peut permettre de prévenir une pullulation. La connaissance de l'accroissement en biomasse d'un peuplement forestier peut permettre de raisonner et planifier les récoltes (calculs de possibilité en aménagement forestier). Les dynamiques de régénération des essences forestières peuvent être utiles pour améliorer la sylviculture (gestion du mélange, planification des travaux...).

1. Les paramètres décrivant une population

Avant toute chose, il est important de connaître les populations et l'objet de ce qui suit est de définir les paramètres utilisés pour décrire et suivre les populations.

1.1. Les paramètres individuels

Divers paramètres individuels peuvent être pris sur les individus d'une population. On cite souvent :

- la taille des individus,
- le poids des individus,
- l'âge des individus.

L'appréhension de ces données n'est pas toujours facile (par exemple, il n'est pas toujours facile de déterminer l'âge d'un arbre sans méthodes destructrices). Souvent, on procède par échantillonnage pour obtenir ces résultats.

1.2. Les effectifs

La connaissance des effectifs est également importante pour la connaissance des populations. Les effectifs peuvent être estimés de manières très différentes :

- La **densité**, c'est-à-dire le nombre d'individus par unité de surface ou unité de volume. On a ainsi 5 poissons/m³ d'eau, 50 oiseaux/ha...
- Souvent ce n'est pas le nombre d'individus qui est pris en compte mais la **biomasse** (poids de matière vivante sèche ou fraîche). Une culture peut par exemple avoir une biomasse de 25 tonnes/ha. La biomasse est beaucoup utilisée pour les populations végétales ou les populations aquatiques.
- Lorsque le dénombrement des individus est impossible (trop long ou trop fastidieux), on peut utiliser des **descripteurs semi-quantitatifs**. Par exemple, les *coefficients d'abondance-dominance de Braun-Blanquet* sont parfois utilisés par les forestiers et très souvent par les phytosociologues. Ils servent à établir des relations d'ordre lors de relevés de végétation.

Ainsi, on note :

- 5 quand l'espèce couvre plus de 75 % de la surface,
- 4 quand l'espèce couvre plus de 50 % de la surface,
- 3 quand l'espèce couvre plus de 25 % de la surface,
- 2 quand l'espèce est abondante, mais couvre de 5 à 25 % de la surface,
- 1 quand l'espèce est bien représentée, mais couvre moins de 5 % de la surface,
- + quand l'espèce est présente en petite quantité.

L'*abondance* d'une population à l'intérieur d'un peuplement correspond au nombre d'individus de cette espèce présents. La *dominance* concerne elle les relations existant entre ces individus et la dominance de certains par rapport aux autres. C'est pour cela qu'on parle de coefficients d'abondance-dominance car ceux-ci traitent ces deux aspects à la fois.

• D'autres méthodes sont également utilisées pour les populations animales. On parle ainsi d'indice kilométrique d'abondance (*IKA*) pour les grands animaux de nos forêts ou d'indice ponctuel d'abondance (*IPA*) pour les oiseaux. Dans ce dernier cas, ce sont des écoutes qui sont effectuées, les oiseaux étant reconnus à leur chant. Des comptages de cervidés en forêt sont faits dans le cadre de la gestion cynégétique. Leur fiabilité est souvent toute relative.

1.3. Natalité et mortalité

Les variables servant à décrire la population peuvent être modifiées par les processus démographiques. Ces processus sont l'immigration, l'émigration, la mortalité et la natalité. La natalité correspond à l'ensemble des naissances, la mortalité à l'ensemble des décès. Ces deux phénomènes dépendent à la fois des propriétés des individus qui composent la population et des propriétés de l'environnement. Ainsi une population peut être

caractérisée par des individus plus ou moins fertiles, mais cette fertilité peut être variable suivant l'environnement (gelées tardives, sécheresse peuvent limiter la fructification de certaines essences forestières).

1.4. Les tables de mortalité et les courbes de survie

1.4.1. Les tables de mortalité

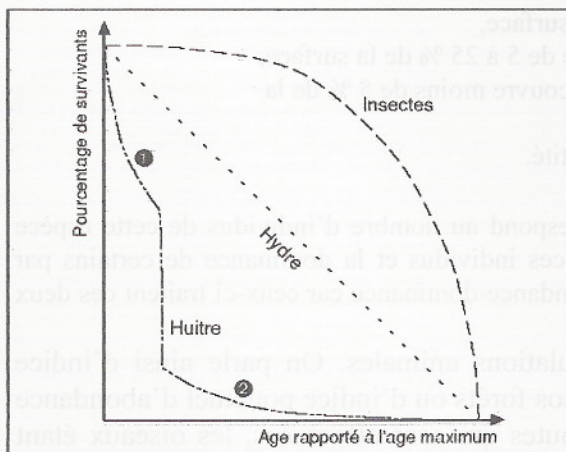
Une table de mortalité représente sous une forme concise le devenir d'individus d'une même génération au cours du temps. L'utilisation des tables de mortalité est d'un usage courant en démographie humaine et est également répandu en écologie forestière dans le cas de l'étude d'insectes défoliateurs.

La table de mortalité ci-jointe donne les informations suivantes :

- l'âge des individus (x),
- le nombre de survivants au début de chaque classe d'âge (S_x),
- le nombre de décès par classe d'âge (d_x),
- le quotient de mortalité (q_x), [$q_x = d_x/s_x$],
- l'espérance de vie e_x .

x	S_x	d_x	q_x	e_x
0	100.000	15.270	152,7	41,01
1	84.730	5.253	62,0	47,31
2	79.477	2.941	37,0	49,40
3	76.536	1.926	25,2	50,28
4	74.607	1.440	19,3	50,57
5	73.167	1.096	15,0	50,55
6	72.071	908	12,6	50,32
7	71.163	748	10,51	49,95
8	70.415	618	8,81	49,48
9	69.797	545	7,81	48,91
10	69.252	509	7,35	48,29
11	68.743	486	7,07	47,65
12	68.257	473	6,93	46,98
13	67.787	473	6,98	46,31
14	67.311	477	7,09	45,63
15	66.834	479	7,17	44,95
16	66.355	505	7,60	44,27
17	65.851	524	7,96	43,61
18	65.327	542	8,30	42,95
19	64.785	555	8,57	42,31
20	64.230	464	8,78	41,67
30	58.552	565	9,65	35,22
40	52.926	565	10,68	28,44
50	47.016	649	13,80	
60	39.327	1.007	25,60	14,50
70	26.693	1.575	59,0	
80	10.336	1.447	140	4,90
90	1.150	306	266	
100	20			

1.4.2. Les courbes de survie



À partir des tables de mortalité, on peut tracer des courbes de survie. Ces courbes donnent le nombre de survivants en fonction de l'âge (exprimé en pourcentage de la durée maximale de vie). Le graphique suivant donne quelques exemples de courbes de survie (d'après FRONTIER et PICHOD-VIALE, 1993). Pour les insectes, on a une forte protection des individus d'où une mortalité qui se situe plutôt à un âge avancé. Le cas de l'Hydre est assez exceptionnel car la mortalité intervient tout au long de la vie.

Fréquemment, la mortalité est intense à des moments critiques du cycle biologique. C'est le cas de l'Huitre pour laquelle la mortalité des larves planctoniques est d'abord assez élevée (1), puis la fixation produit une mortalité massive et soudaine et ensuite les adultes fixés ont une mortalité plus faible (2).

1.5. Le sex-ratio

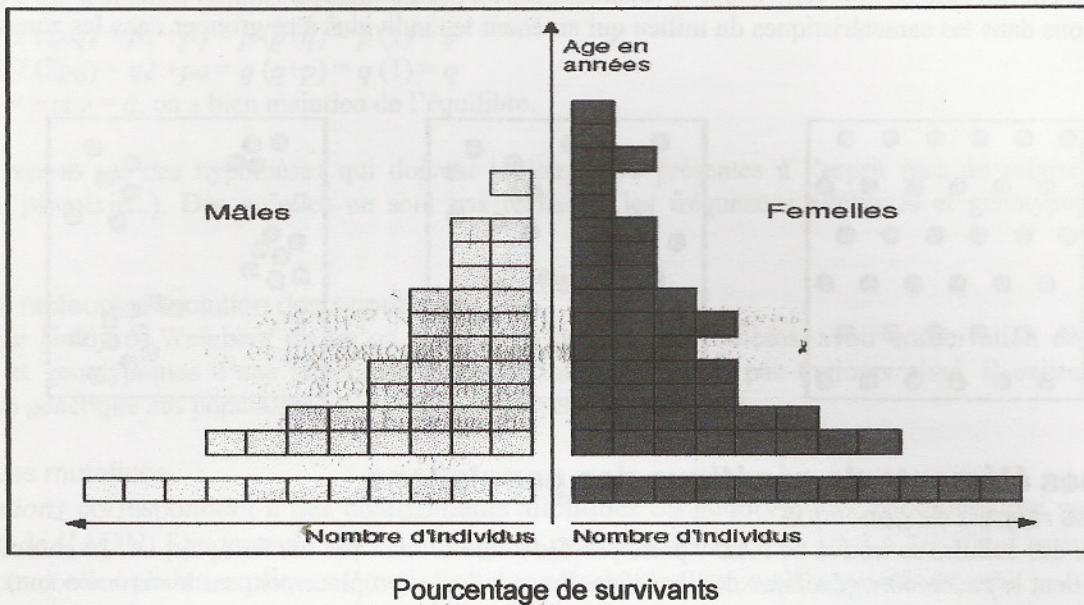
Le *sex-ratio* est le rapport qui existe entre le nombre d'individus mâles et le nombre d'individus femelles dans une population donnée. Certaines populations ont un *sex-ratio* primaire déterminé à la fécondation, équilibré (1), mais un *sex-ratio* secondaire, déterminé à la naissance ou à l'éclosion déséquilibré.

Les pratiques cynégétiques peuvent déséquilibrer le sex-ratio, avec notamment un abattage trop important des mâles.

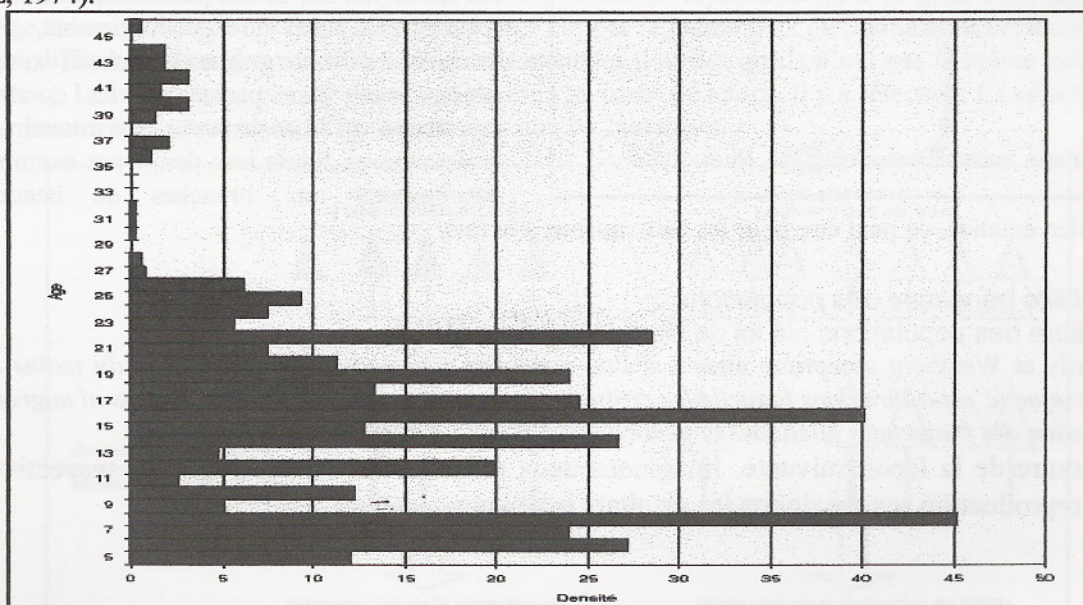
1.6. Les pyramides des âges

Une pyramide des âges représente le nombre d'individus par classe d'âge et par sexe d'une population. Cette pyramide peut permettre de mieux appréhender les caractéristiques d'une population. Quand les populations sont sexuées, on représente séparément mâles et femelles ce qui donne une idée du sex-ratio. La pyramide page suivante est celle d'une population de Cerf (d'après FISCHESSE et DUPUIS-TATE, 1996).

Chaque espèce a une pyramide qui correspond à son équilibre (tant au niveau du sex-ratio que de la répartition en classes d'âges).



Chez les ongulés, l'équilibre se situe autour de la parité des sexes. Il existe d'autres populations (parmi les oiseaux) pour lesquelles ce n'est pas le cas. L'âge étant difficile à mesurer pour les arbres, les pyramides des âges pour les populations d'arbres forestiers ne sont pas courantes. On trouve toutefois une pyramide établie par Lemée en 1970 résultant de l'inventaire de 3,76 ha de Pin sylvestre (peuplement ouvert) en forêt de Fontainebleau (LEMÉE, 1970 in DAJOZ, 1974).



1.7. La distribution spatiale des individus

On appelle répartition des individus la façon dont ils se répartissent dans l'espace. On considère ici la répartition à l'échelle d'un territoire.

La répartition régulière ou uniforme

On a une répartition régulière ou uniforme lorsque les individus sont situés à égale distance les uns des autres. Cette répartition régulière est rare car la répartition est souvent perturbée par l'hétérogénéité du milieu. Ce type de répartition ne se rencontre que lorsqu'il existe une compétition intense entre les individus.

La répartition au hasard

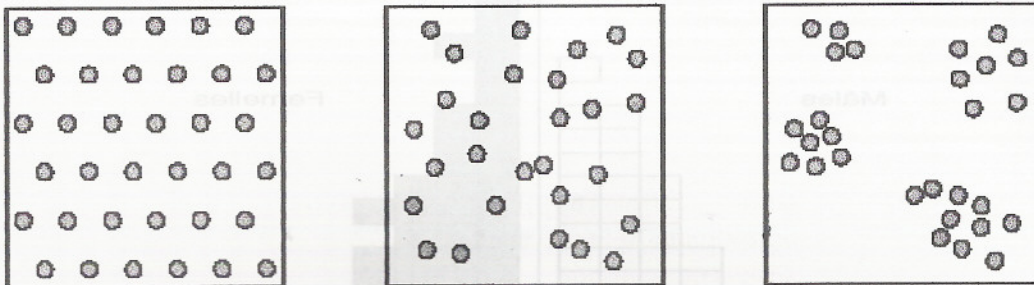
La répartition au hasard correspond comme son nom l'indique à une distribution au hasard des individus.

Comme la répartition régulière, elle est plutôt rare et se trouve chez les populations qui n'ont aucune tendance au regroupement et qui vivent dans des milieux homogènes.

La répartition en agrégats (ou contagieuse)

Il y a répartition en agrégats lorsque les individus sont regroupés. C'est la répartition la plus fréquente. Elle peut être due :

- au comportement des adultes qui recherchent le voisinage de leurs semblables,
- à des variations dans les caractéristiques du milieu qui amènent les individus à se grouper dans les zones les plus favorables.

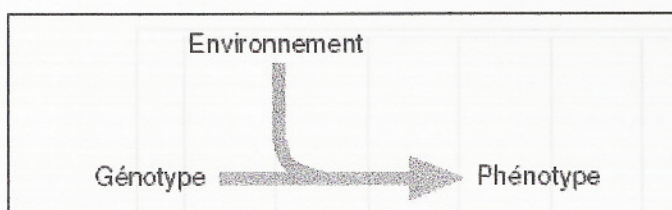


2. Quelques éléments de génétique des populations

2.1. Quelques rappels de génétique

Dans le noyau des cellules se trouve de l'ADN porté par des *chromosomes* (en nombre pair, i.e. $2n$ chromosomes). Cet ADN contient le *patrimoine génétique* de l'individu. Pour un *locus* (emplacement sur le chromosome) donné, il peut exister de nombreux *allèles* pour un même gène (par exemple, sur le locus correspondant à la couleur du feuillage, on peut avoir les allèles couleur verte, couleur pourpre...). Les mécanismes de *réduction chromatique* (lors de la méiose) et de *fécondation* contribuent au mélange des gènes.

On distingue le *génotype* (ce qui est gravé dans l'ADN) du *phénotype* (ce qui est perçu de manière visible, qu'il soit d'origine génétique ou non). Le phénotype résulte du génotype, mais également de l'environnement.



Par exemple, un arbre peut ne pas être branchu (phénotype) parce que génétiquement, il n'a pas tendance à faire de grosses branches (expression du génome) ou bien parce que les conditions de croissance qu'il a connues (environnement), une croissance en futaie très dense par exemple, n'ont pas permis aux branches de beaucoup se

développer. Bien entendu, ce peut être pour les deux raisons à la fois.

2.2. La variabilité génétique des populations

2.2.1. L'équilibre des populations : la loi de Hardy-Weinberg (1908)

La loi de Hardy et Weinberg s'exprime ainsi : *si l'on considère une population infinie (ou du moins d'effectif élevé), panmictique (c'est-à-dire dans laquelle les croisements se font au hasard), sans mutations ni migrations, il y a conservation des fréquences alléliques et génotypiques d'une génération à la suivante.*

Cela se démontre de la façon suivante. Imaginons deux allèles, A et A' de fréquence respective p et q ($p+q=1$). La reproduction sexuée donne les résultats suivants :

			Gamètes mâles	
		Allèles	A	A'
	Allèles	Fréquences	p	q
Gamètes	A	p	AA (p.p)	AA' (p.q)
femelles	A'	q	AA' (p.q)	A'A' (q.q)

Dans ce tableau figurent les résultats de la fécondation ainsi que les probabilités associées. On peut en déduire les probabilités de chaque génotype :

- AA : p^2 ,
- A'A' : q^2 ,
- AA' : $pq+pq = 2pq$.

Soient u et v les nouvelles fréquences pour les allèles A et A'.

$$u = p^2 + 1/2 (2pq) = p^2 + pq = p(p+q) = p(1) = p$$

$$v = q^2 + 1/2 (2pq) = q^2 + pq = q(q+p) = q(1) = q$$

Comme $u = p$ et $v = q$, on a bien maintien de l'équilibre.

Cette loi repose sur des hypothèses qui doivent toujours être présentes à l'esprit (pas de migrations, pas de mutations, panmixie...). Dès qu'elles ne sont pas réalisées, les fréquences alléliques et génotypiques peuvent changer.

2.2.2. Les facteurs d'évolution des populations

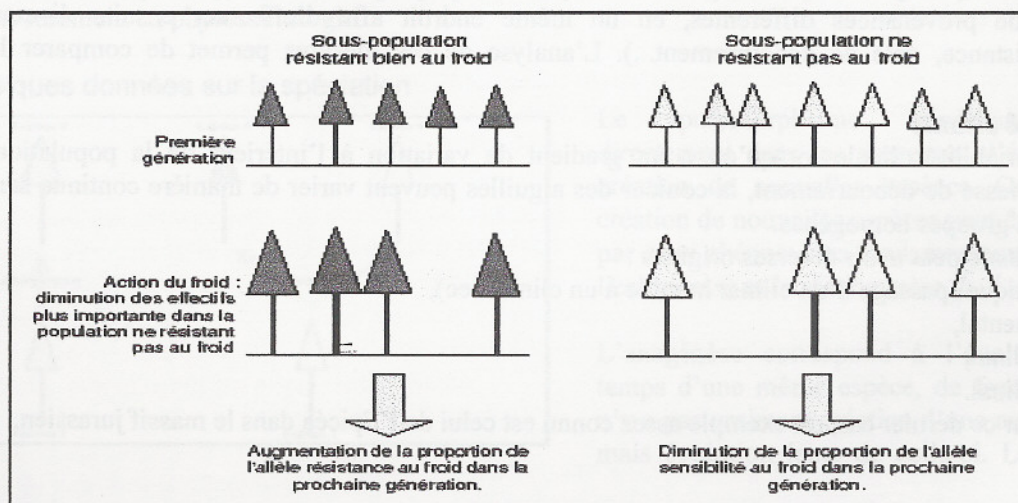
Si la loi de Hardy et Weinberg dit qu'on peut, selon certaines hypothèses, avoir conservation des fréquences alléliques et génotypiques d'une génération à la suivante, il n'en est pas toujours ainsi. Il existe des raisons d'évolution génétique des populations. Ce sont elles qui seront ici décrites.

2.2.2.1. Les mutations

Les *mutations* correspondent à des changements alléliques ou génotypiques spontanés qui se produisent au niveau de l'ADN. Les taux de mutation sont en général très faibles (10^{-4} à 10^{-10}). Les mutations ne peuvent pas à elles seules expliquer l'évolution des populations, mais elles y contribuent.

2.2.2.2. La sélection naturelle

Imaginons que les génotypes produits par la fécondation ne soient pas égaux entre eux en ce qui concerne l'adaptation au milieu. Par exemple, à l'intérieur d'une même population d'arbres forestiers, on peut avoir certains arbres qui résistent bien au froid alors que ce n'est pas le cas pour d'autres. On aura plus de mortalité en cas de froid intense chez les individus ayant la moins bonne résistance au froid. Ils contribueront donc moins à la génération suivante car ils seront moins nombreux à pouvoir se reproduire qu'à la génération précédente (cf. schéma page suivante). On dit de deux génotypes qui n'ont pas le même taux de multiplication (fécondité ou taux de mortalité différents) dans des conditions environnementales données qu'ils n'ont pas la même *valeur sélective* (ou « *fitness* »). Leur fréquence change dans la population au cours du temps. Il y a sélection. La *sélection naturelle* fait évoluer beaucoup plus rapidement les populations que les mutations.



2.2.2.3. Les migrations

Dans une population, on peut avoir des *phénomènes migratoires* (émigration et immigration). Ces courants migratoires peuvent mettre en contact des populations n'ayant pas les mêmes gènes ou pas les mêmes proportions alléliques ou génotypiques. On a alors modification de la structure génétique des populations.

Chez les essences forestières, les moyens naturels de migrations sont assez limités. Il s'agit de la pollinisation et de la dissémination.

- **La dispersion du pollen** dépend :

- de la hauteur de l'arbre,
- de la morphologie des grains de pollen,
- des conditions météorologiques.

La plupart des essences forestières ont une pollinisation anémophile (par le vent), bien que certaines espèces aient recours à des insectes (pollinisation entomophile). Le pollen a un taux de viabilité qui chute assez rapidement au fur et à mesure qu'on s'éloigne de l'arbre (en général quelques centaines de mètres).

- **La dispersion des graines** dépend :

- de la hauteur de l'arbre,
- de la morphologie et du poids de la graine,
- des conditions météorologiques.

Chez les Gymnospermes, on a une bonne adaptation à la dispersion avec des graines de poids faible et ailées. Chez les Angiospermes, on a une plus grande variabilité dans les graines produites. On distingue :

- Des espèces chez lesquelles les graines sont petites, légères ou garnies de poils (Peuplier, Saule...). Pour ces essences, la dissémination est maximale ; elle se fait soit par le vent, soit par les animaux.
- Des espèces pour lesquelles les graines sont lourdes (Chêne, Hêtre, Noyer...). La dispersion pour ces espèces par la pesanteur est limitée et ne peut être efficace qu'en présence d'animaux.

Ces deux grandes familles n'ont pas la même *stratégie* en ce qui concerne leur reproduction. Les possibilités de migration des essences forestières à l'état naturel sont donc assez limitées. L'Homme a toutefois souvent bouleversé ceci en régénérant artificiellement les peuplements et en mélangeant les populations d'essences forestières.

2.2.2.4. La dérive génétique

Lorsque des populations sont en effectifs limités, la fréquence d'un allèle peut varier par le seul fait du hasard et la loi de Hardy et Weinberg n'est plus respectée. On peut rencontrer ce phénomène de *dérive génétique* lorsque des populations se trouvent isolées. Cela peut être le cas pour des populations isolées à la suite de catastrophes physiques (incendies, éruptions volcaniques...) ou bien pour des populations de montagne qui ne peuvent plus communiquer entre elles.

2.2.3. La variabilité génétique comme cause de l'évolution des populations

2.2.3.1. La variabilité intra-spécifique

Sachant désormais qu'il existe une variabilité génétique au sein des populations, on se propose ici de savoir quelle est la nature de cette variabilité. Des études ont permis de montrer qu'il existe, dans les populations d'arbres forestiers, deux grands types de variabilité : la *variabilité clinale* et la *variabilité discontinue*. On peut mettre en évidence ceci à l'aide de plantations comparatives de provenance. Cela consiste à planter des plants d'une même essence, mais de provenances différentes, en un même endroit afin d'effectuer ensuite diverses mesures (croissance, résistance, date de débourrement...). L'analyse de ces mesures permet de comparer les diverses provenances.

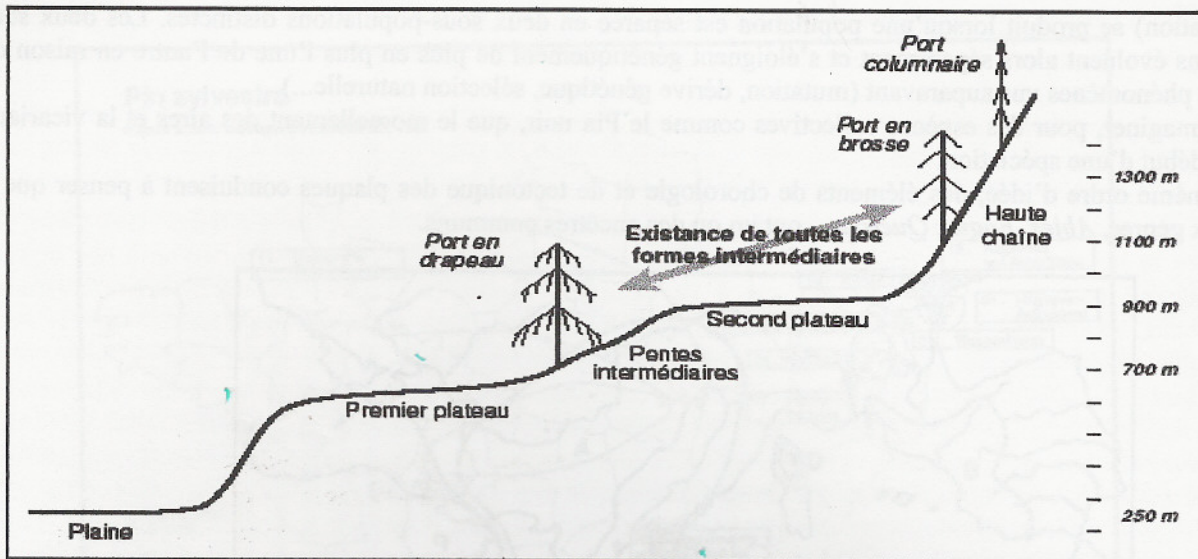
- **La variabilité clinale**

On parle de variabilité clinale lorsqu'on a un gradient de variation à l'intérieur de la population. Ainsi, la croissance, la vitesse de débournement, la couleur des aiguilles peuvent varier de manière continue sans qu'il soit aisé de créer des groupes homogènes.

La variabilité clinale peut avoir diverses origines :

- gradient climatique (passage d'un climat humide à un climat sec),
- gradient continental,
- gradient latitudinal,
- gradient altitudinal.

Pour ce dernier cas, un exemple assez connu est celui de l'Epicéa dans le massif jurassien.



On trouve à 700 m des épicéas ayant une bonne croissance (2,5 mm/an sur le rayon) alors qu'à 900 m elle n'est que de 1,5 mm/an et à 1200 m de 1 mm/an. Avec ces variations de croissance vont également des variations de forme avec des épicéas en drapeau à basse altitude et des épicéas en brosse en haute altitude. En très haute altitude (au delà de 1300 m), on trouve des épicéas colonnaires dont les branches sont rabattues sur le tronc, ce qui correspond à une adaptation ultime de résistance à la neige.

On trouve les formes intermédiaires entre la forme en drapeau et la forme en brosse selon un gradient altitudinal. On a donc un exemple de variabilité génétique clinale.

• **La variabilité discontinue**

On parle de variabilité discontinue lorsqu'on a une aire morcelée. Dans ce cas, les diverses sous-populations sont isolées et on peut avoir des phénomènes de dérive génétique. On a par exemple, une variabilité génétique discontinue pour le Douglas et le Mélèze du Japon.

2.2.3.2. La notion d'écotype

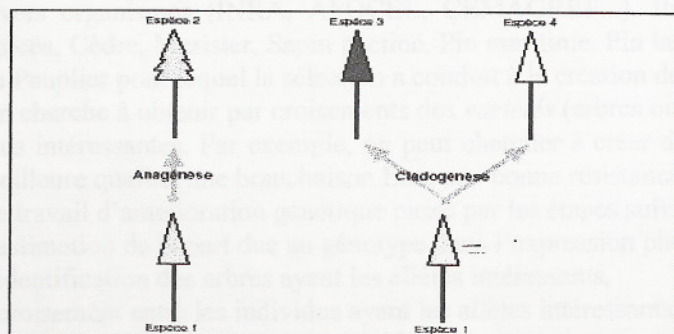
On peut trouver dans des endroits précis des populations qui ont des caractéristiques très particulières. On parle alors d'écotypes. On a souvent des écotypes liés à des conditions stationnelles particulières. Les particularités des écotypes sont génétiques et peuvent donc se transmettre de génération en génération.

2.2.3.3. Quelques définitions liées à la variabilité génotypique des populations d'arbres forestiers

La variabilité génotypique apporte dans le langage courant des forestiers un certain nombre de termes. Il est bon de les définir ici afin qu'il n'y ait pas de problèmes d'interprétation et d'incompréhension. Les définitions sont issues de l'ouvrage Vocabulaire-typologie des stations forestières (DELPECH *et al.*, 1985).

- **Écotype** : A l'intérieur d'une espèce, ensemble de populations issu de la sélection naturelle exercée par un ou plusieurs facteurs écologiques.
- **Provenance** : Lieu déterminé où se trouve une population d'arbres (indigène ou non) ; la provenance d'un lot de semences est celle du peuplement forestier sur lequel la récolte a été effectuée.
- **Race** : Variété d'une espèce ayant une aire géographique précise. Ce terme s'emploie surtout pour les animaux et les arbres, plus rarement en phytosociologie.

2.2.3.4. Quelques données sur la spéciation



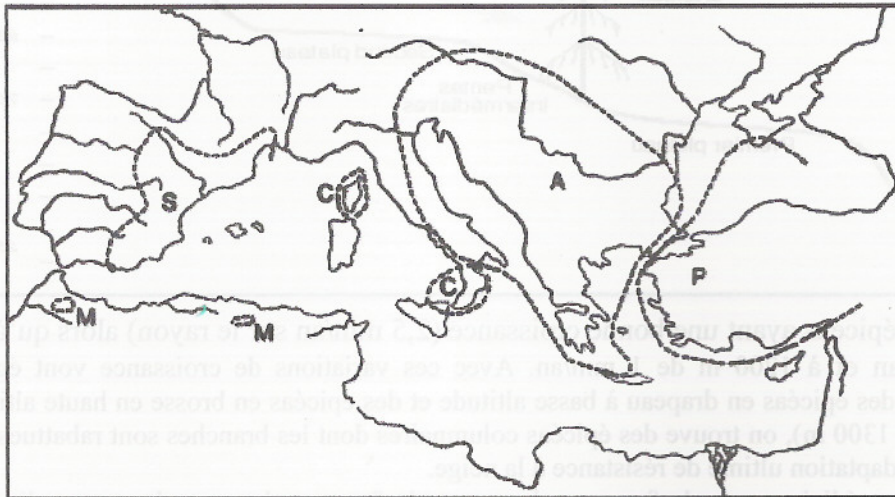
Le polymorphisme génétique intervient directement dans les processus d'évolution et de création de nouvelles espèces. On sait que la création de nouvelles espèces peut être représentée par deux phénomènes fondamentaux, l'anagénèse et la cladogénèse. *frederic*

L'anagénèse correspond à l'évolution dans le temps d'une même espèce, de façon continue. Il n'y a pas vraiment création d'une nouvelle espèce, mais évolution lente de celle-ci. La cladogénèse

(ou spéciation) se produit lorsqu'une population est séparée en deux sous-populations distinctes. Les deux sous-populations évoluent alors séparément et s'éloignent génétiquement de plus en plus l'une de l'autre en raison des différents phénomènes vus auparavant (mutation, dérive génétique, sélection naturelle...).

On peut imaginer, pour des espèces collectives comme le Pin noir, que le morcellement des aires et la vicariance soient le début d'une spéciation.

Dans le même ordre d'idée, des éléments de chorologie et de tectonique des plaques conduisent à penser que de nombreux genres, *Abies*, *Fagus*, *Quercus*... ont un ou des ancêtres communs.



Aires des différentes sous-espèces de Pin noir (*Pinus nigra*), d'après OZENDA (1982)

A : Pin d'Autriche, *subsp. austriaca*, endémique des Alpes orientales, de l'Italie moyenne et des Balkans.

S : Pin de Salzman, *subsp. Salzmanii*, endémique d'Espagne dont on connaît trois stations dans le sud de la France.

C : Pin Laricio, *subsp. corsica*, endémique tyrrhénien avec son aire principale en Corse et quelques stations en Sicile et Calabre.

M : Pin de Mauritanie, *subsp. mauritanica*, dont on ne connaît plus que deux peuplements, l'un dans le Rif et l'autre en Grande Kabylie.

P : Pin de Pallas, *subsp. pallasiana*, endémique de l'Asie mineure et de quelques îles voisines.

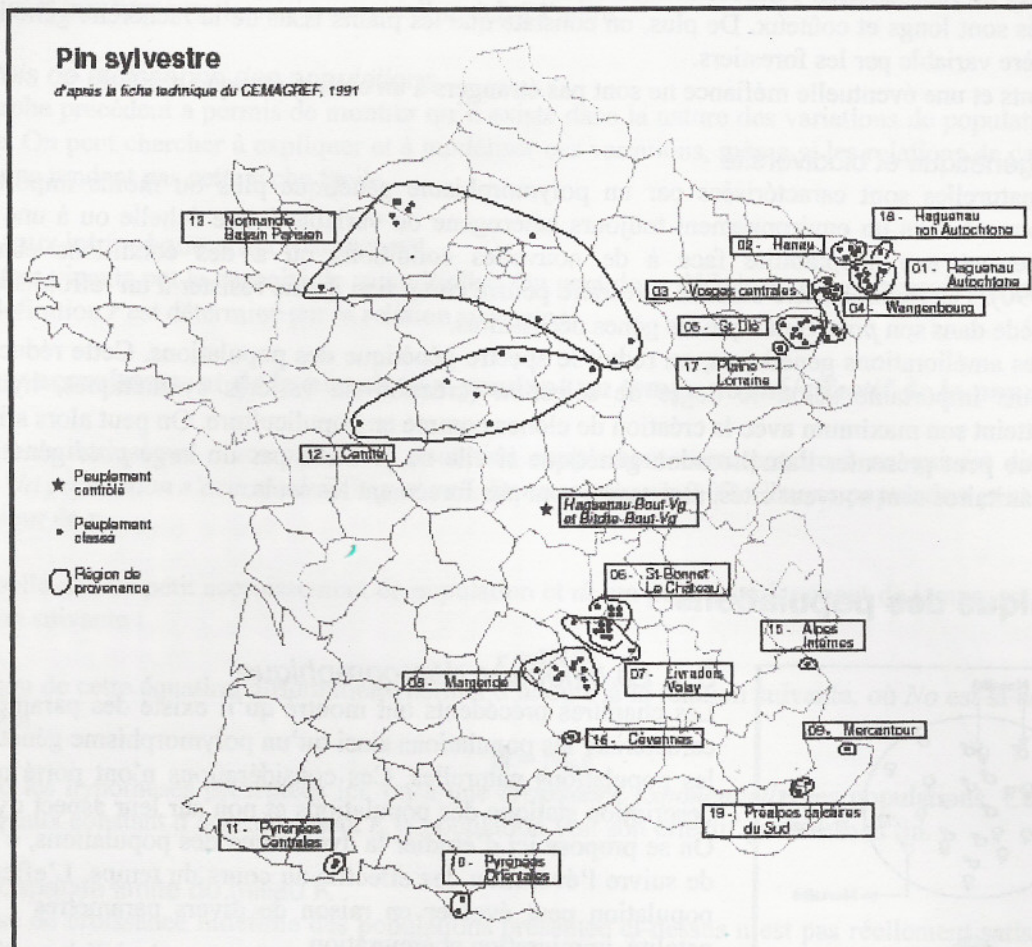
2.3. Application de la génétique des populations à la production forestière

Les populations, et en particulier les populations d'arbres forestiers, présentent une variabilité dans leur génome (on parle de polymorphisme génétique). Certains de ces gènes sont « bons » d'un point de vue production (croissance en hauteur et en diamètre, qualité du bois...), d'autres sont « mauvais » (sensibilité à des parasites, mauvaise adaptation à des conditions stationnelles médiocres...). L'amélioration génétique vise à sélectionner les bons génotypes au détriment des mauvais afin de faire des variétés améliorées. Cette démarche est relativement récente selon l'échelle des temps forestiers, même si une sélection phénotypique existe de longue date.

2.3.1. Les régions de provenance et les peuplements classés

Comme on a pu le remarquer auparavant, il existe une variabilité génétique importante chez les essences forestières. Il convient donc de gérer cette variabilité lors des opérations de récoltes de graines destinées au reboisement. Ainsi, il peut être très dangereux de récolter des graines d'épicéas de basse altitude pour les introduire en haute altitude. On aurait des risques de chablis de neige importants. Des textes de loi réglementent désormais ceci et il n'est plus possible de nos jours, pour bon nombre d'essences, de planter n'importe quoi n'importe où. On doit récolter les graines dans des *peuplements classés*,





(ou bien utiliser des graines issues de programmes d'amélioration). Ces peuplements ont été classés selon des *paramètres phénotypiques* (vigueur, forme, adaptation à la station, santé...) en espérant qu'une partie du déterminisme de ces paramètres est génotypique. Les peuplements classés sont en France, regroupés en *régions de provenance*. Ces régions sont supposées suffisamment homogènes pour que les graines des différents peuplements classés les constituant soient mélangées. Les cartes présentant pour les diverses essences les peuplements classés et les régions de provenance sont disponibles dans des fiches du CEMAGREF (1991).

2.3.2. L'amélioration génétique des essences forestières

2.3.2.1. La sélection phénotypique

Depuis des siècles, les usagers du milieu forestier, puis les forestiers eux-mêmes, ont pratiqué une sélection génétique. En effet, lors des récoltes ou des régénérations, certains phénotypes sont éliminés (arbres branchus, brogneux, tordus...) ce qui induit indirectement une sélection génotypique.

2.3.2.2. Rapide aperçu sur les méthodes de sélection

Des programmes de recherche visant à améliorer génétiquement les essences forestières ont été mis en place par divers organismes (INRA, AFOCEL, CEMAGREF...). Ils n'ont porté que sur peu d'essences (Pin sylvestre, Epicéa, Cèdre, Merisier, Sapin pectiné, Pin maritime, Pin laricio, Douglas). On peut citer également le cas extrême du Peuplier pour lequel la sélection a conduit à la création de clones.

On cherche à obtenir par croisements des *variétés* (arbres ou groupes d'arbres) ayant des caractéristiques sylvicoles plus intéressantes. Par exemple, on peut chercher à créer des variétés ayant une croissance plus forte, un bois de meilleure qualité, une branchaison fine, une bonne résistance à la maladie, au froid...

Le travail d'amélioration génétique passe par les étapes suivantes :

- estimation de la part due au génotype dans l'expression phénotypique du caractère qu'on étudie,
- identification des arbres ayant les allèles intéressants,
- croisement entre les individus ayant les allèles intéressants,
- multiplication en masse des individus obtenus,
- conservation du patrimoine génétique obtenu.

La mise en œuvre de ces étapes passe par la création de plantations comparatives, de parcs à clones, de *vergers à graines*... On obtient à la fin du matériel forestier de reproduction contrôlé. Si les essences pour lesquelles il existe

du matériel forestier de reproduction contrôlé sont rares, c'est parce que les travaux de recherche nécessaires à la création de variétés sont longs et coûteux. De plus, on constate que les plants issus de la recherche génétique sont accueillis de manière variable par les forestiers.

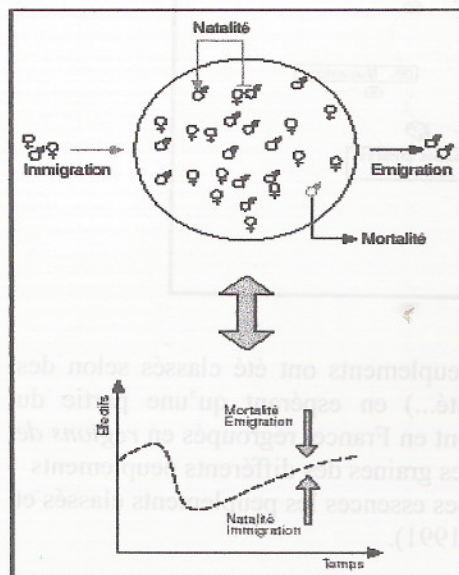
Le coût de ces plants et une éventuelle méfiance ne sont pas étrangers à un certain manque d'intérêt.

2.3.3. Sélection génétique et biodiversité

Les populations naturelles sont caractérisées par un polymorphisme génétique plus ou moins important. Ces populations se trouvant dans un environnement toujours hétérogène ou variable à une échelle ou à une autre, le polymorphisme permet une adaptabilité face à de nouvelles conditions ou à des conditions changeantes (BARBAULT, 1990). Par exemple, une essence forestière pourra en un lieu donné résister à un refroidissement du climat si elle possède dans son *pool* génétique les gènes nécessaires.

En procédant à des améliorations génétiques, on réduit le spectre génétique des populations. Cette réduction peut être plus ou moins importante selon le degré de sélection (création de variétés synthétiques, hybrides ou polyclonales) et atteint son maximum avec la création de clones comme en populiculture. On peut alors s'interroger sur les dangers que peut présenter l'amélioration génétique si elle ne préserve pas un large *pool* génétique. Les problèmes phytosanitaires sont souvent cités, mais ce ne sont pas forcément les seuls.

3. La dynamique des populations



3.1. La cinétique démographique

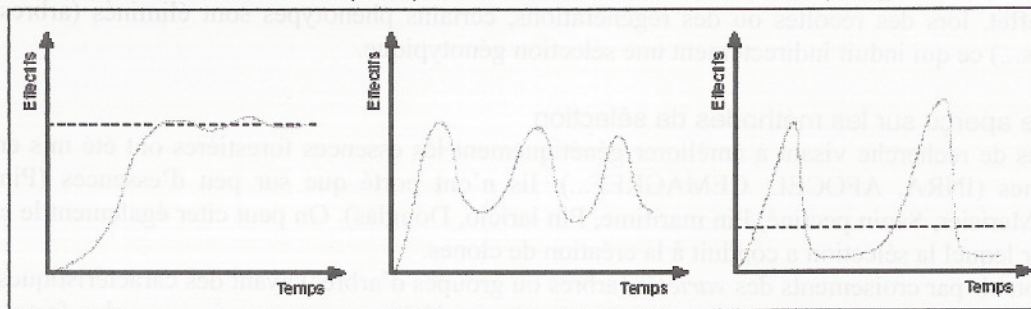
Les chapitres précédents ont montré qu'il existe des paramètres pour caractériser les populations ainsi qu'un polymorphisme génétique chez les populations naturelles. Ces considérations n'ont porté que sur la description statique des populations et non sur leur aspect dynamique. On se propose ici d'étudier la dynamique des populations, c'est-à-dire de suivre l'évolution des effectifs au cours du temps. L'effectif d'une population peut évoluer en raison de divers paramètres : mortalité, natalité, immigration et émigration.

Le bilan de ces paramètres permet de suivre à une date donnée et dans le temps, l'effectif de la population.

Le problème lié aux paramètres définis ci-dessus est qu'ils dépendent de beaucoup d'autres et que leur modélisation n'est pas facile.

3.2. Quelques exemples de dynamique des populations

Les schémas qui suivent donnent quelques exemples d'évolution des effectifs de population en fonction du temps, d'après FISCHER et DUPUIS-TATE (1996) et ABGRALL et SOUTRENON, (1991).



- Le premier concerne une population de **graminées**. On a tout d'abord une croissance assez marquée, puis une quasi-stabilisation autour d'une valeur donnée (ligne pointillée). Les rares fluctuations de population autour de la valeur d'équilibre sont dues aux aléas climatiques.
- Le second schéma concerne des algues planctoniques, les **diatomées**. On a des variations cycliques, assez régulières, dues aux fluctuations saisonnières au cours d'un cycle annuel.
- Le troisième et dernier schéma concerne un insecte, la **tordeuse grise du Mélèze** (ABGRALL et SOUTRENON, 1991). On a pour cet insecte des gradations cycliques régulières. La population passe régulièrement au dessus du

seuil admissible de dégâts (ligne pointillée) et est le reste du temps en période de latence. Les variations du nombre d'insectes sont très brusques lorsqu'on passe d'un état à l'autre.

3.3. Les lois de croissance des populations

Le paragraphe précédent a permis de montrer qu'il existe dans la nature des variations de population sensiblement différentes. On peut chercher à expliquer et à modéliser ces variations, même si les relations de cause à effet assez complexes ne rendent pas cette tâche facile.

3.3.1. Le taux intrinsèque d'accroissement

Tous les êtres vivants ont la capacité de se multiplier. On peut donc définir un taux d'accroissement, r qui quantifie cela. Par définition r est déterminé par la relation suivante :

$$r = \text{accroissement de la population pendant un temps donné/effectif de la population}$$

Ainsi, ce taux intrinsèque d'accroissement peut tout simplement correspondre à ce qui est dit dans la phrase suivante : "la population s'accroît de 2 % par an". Dans ce cas, $r = 0,02$. Chaque population peut être caractérisée par une valeur de r .

Si l'on appelle dN , un petit accroissement de population et dt , un petit accroissement de temps, on peut alors écrire r de la façon suivante :

$$r = dN/N.$$

La résolution de cette équation différentielle permet d'aboutir à la relation suivante, où N_0 est la densité initiale de la population.

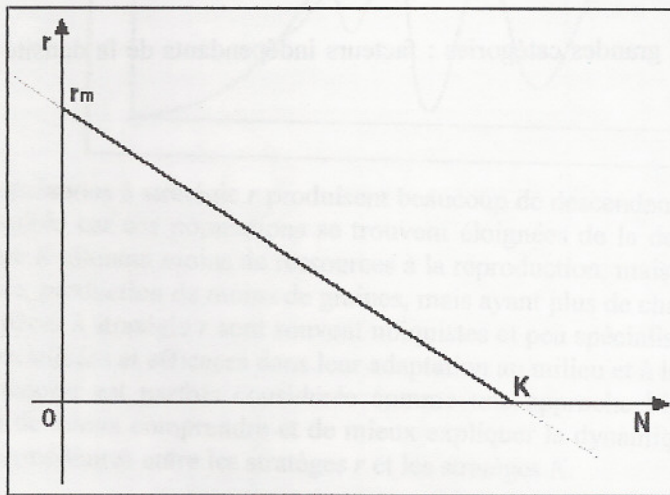
$$N = N_0 \cdot e^{rt}$$

Ainsi, avec les hypothèses présentées ici, on a une *croissance exponentielle* des populations. Cela signifie donc qu'avec un taux constant d'accroissement r , la population voit son effectif grandir sans fin.

3.3.2. La capacité limite du milieu K

L'hypothèse de croissance indéfinie des populations présentée ci-dessus n'est pas réellement satisfaisante. Certes, elle peut être vérifiée lorsque des populations sont nouvellement introduites, en petite quantité, sur un milieu vierge, mais on conçoit aisément que lorsque la population a colonisé le milieu, elle s'accroît beaucoup moins (effets de la prédation, de la concurrence pour la nourriture, des parasites...).

On définit ainsi une valeur r_m qui est maximale. C'est le taux intrinsèque d'accroissement quand la population peut connaître une expansion libre. On peut supposer qu'il existe une régulation de ce taux liée à la densité de population. Ainsi, plus la population grandit et plus le taux intrinsèque d'accroissement chute. La relation la plus simple qu'on puisse trouver entre r et N est une relation linéaire. On peut la représenter de la façon suivante :



Les conditions réelles induisent certaines limites pour la droite tracée :

- $N > 0$

En effet, la population doit avoir au moins un individu pour exister ! On voit donc que r ne peut dépasser une valeur limite r_m telle qu'on l'a définie auparavant.

- $r \geq 0$

Le taux d'accroissement ne peut pas devenir négatif (la population diminuerait). On constate donc qu'il existe une valeur maximale de densité nommée K à partir de laquelle la population ne peut plus croître. K s'appelle la *capacité*

limite du milieu ou la charge biotique du milieu. Elle traduit le fait que le milieu est saturé et ne peut plus supporter d'individus supplémentaires (manque de ressources, compétition trop forte, auto-inhibition de la reproduction...). Ainsi, lorsque la densité arrive à la valeur K , la population ne peut plus que stagner ou régresser.

3.3.3. Evolution des effectifs avec les hypothèses retenues

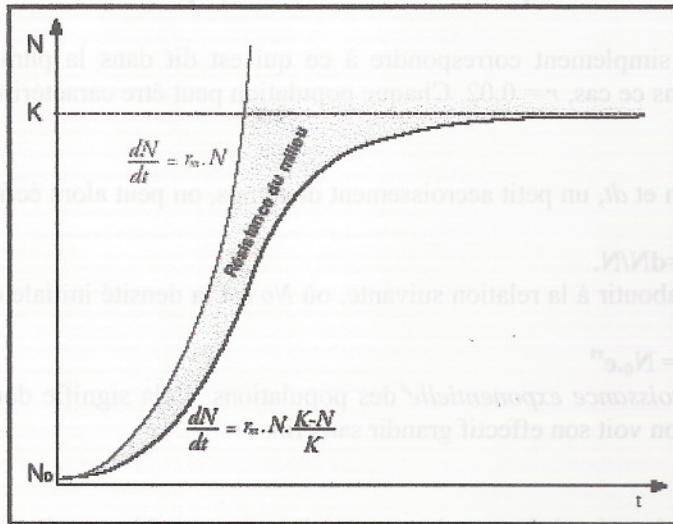
On peut chercher à exprimer r en fonction de N et K . Pour cela, on utilise l'équation de la droite présentée ci-dessus. On peut en effet écrire :

$$r = (r_m/K) \cdot N + r_m$$

Cela donne donc l'équation différentielle suivante :

$$[dN/dt] = r \cdot N = r_m \cdot N \cdot [(K-N)/K]$$

On peut, en résolvant ces équations différentielles obtenir les courbes page suivante. Elles traduisent l'évolution des effectifs d'une population en tenant compte des différentes hypothèses retenues.



La première courbe traduit une croissance exponentielle qui est irréaliste dans la majorité des cas. La seconde traduit une croissance dite logistique pour laquelle r est dépendant de la densité (d'où le facteur correctif $(K-N)/K$...). On vérifie bien pour cette seconde courbe qu'on ne dépasse jamais la capacité limite du milieu, K .

L'espace entre les deux courbes peut être appelé la *résistance du milieu*. Plus on s'approche de K , plus cette résistance est importante. Cela traduit le fait que plus la population croît, plus le milieu devient inhospitalier pour elle et moins elle peut croître rapidement.

Même si la seconde équation différentielle n'est qu'une modélisation assez simple de la réalité (on suppose notamment que la relation entre N et r est linéaire ce qui est assez simpliste), elle traduit de

manière assez satisfaisante la courbe de croissance de certaines populations. Par exemple, la première courbe (population de graminées) abordée au paragraphe 3.2. est assez proche de celle obtenue ici.

Toutefois, on constate le plus souvent que r et K varient en fonction des conditions de milieu, mais également en fonction d'un certain déterminisme génétique. Par exemple, la valeur de K peut changer en fonction de la capacité alimentaire d'un milieu. Par exemple, certains milieux peuvent accueillir une forte population de Chevreuil sans trop de problèmes alors que la même population peut ne pas survivre sur un autre milieu moins riche.

On classe les facteurs limitant les populations en deux grandes catégories : facteurs indépendants de la densité et facteurs dépendants de la densité (DAJOZ, 1974).

- **Facteurs dépendants de la densité :**

- la compétition,
- la prédation,
- les maladies et parasites

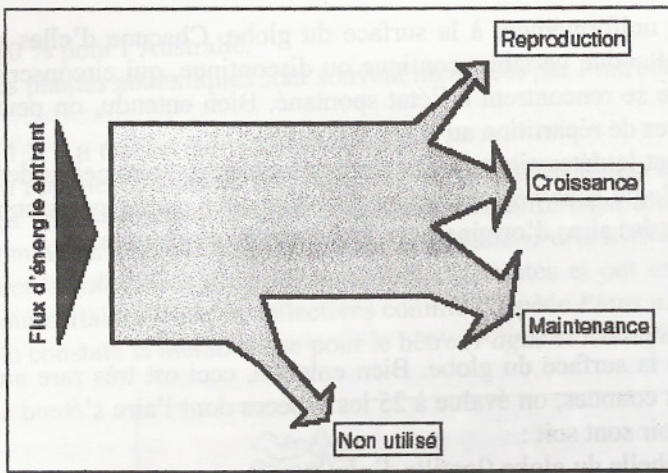
- **Facteurs indépendants de la densité :**

- le climat,
- le sol,
- les relations phytophages-plante hôte,
- le comportement territorial,
- l'alimentation.

3.4. Les stratégies biodémographiques

3.4.1. Le concept de stratégie

Le schéma suivant représente un individu donné, comme système d'acquisition de transformation et d'allocation de ressources. On constate donc qu'un organisme donné n'alloue pas nécessairement la même quantité de ressources à chacune de ses activités. Il peut par exemple favoriser la croissance par rapport à la reproduction.



Dans une situation donnée (compétition inter et intra-spécifique, prédation et quantité de ressources fixées), un être vivant se trouve devant un certain nombre de *choix possibles*. Il peut en effet, comme on l'a vu auparavant, privilégier certaines de ses fonctions (reproduction, croissance, défense...) face aux contraintes relatives à son environnement.

Une stratégie est donc un type de réponse parmi les diverses solutions envisageables. Elle résulte souvent d'adaptations longues et complexes, fruits de l'évolution du génome.

Par exemple, face à une forte intensité de prédation, une population peut tout aussi bien

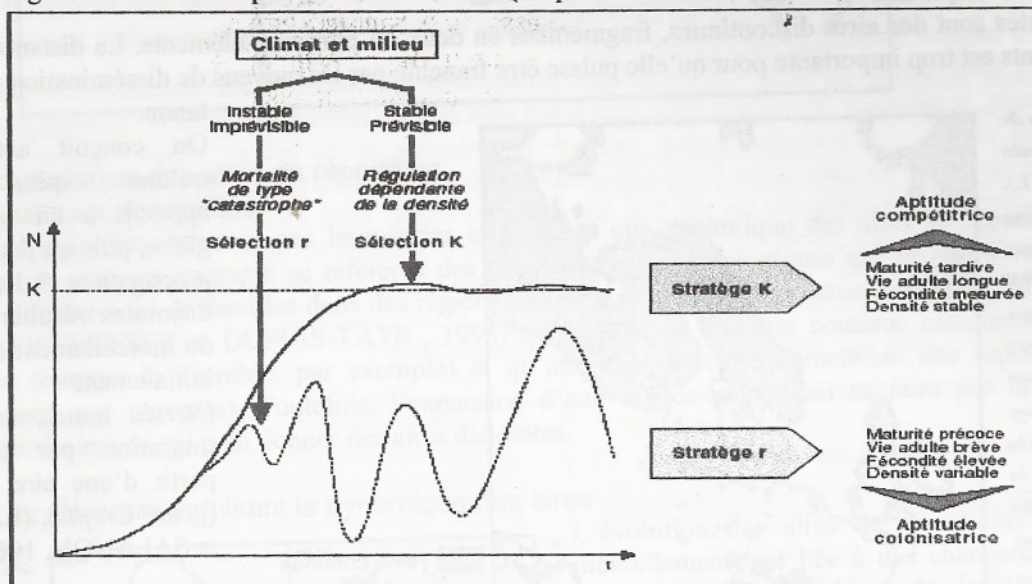
favoriser la défense ou favoriser la reproduction. Dans un cas comme dans l'autre, il peut y avoir survie de l'espèce, mais les deux stratégies sont différentes.

3.4.2. Stratégies *r* et *K*

L'écologiste Mac Arthur a essayé de rendre compte des deux grands types de stratégie. Il a donc défini :

- la **sélection *r***, qui s'exerce sur les populations à basse densité et qui induit un fort taux de multiplication (*maximisation de *r**),
- la **sélection *K***, qui a lieu aux densités élevées de population et qui induit une meilleure compétitivité (*maximisation de *K**).

Les deux stratégies sont résumées par le schéma suivant (d'après BARBAULT, 1990).



Les populations à stratégie *r* produisent beaucoup de descendants, quitte à gaspiller les ressources du milieu, ce qui est possible car ces populations se trouvent éloignées de la densité maximale *K*. En revanche, les populations à stratégie *K* allouent moins de ressources à la reproduction, mais cherchent un meilleur rendement dans celle-ci (par exemple, production de moins de graines, mais ayant plus de chances de germer et de donner un semis).

Les espèces à stratégie *r* sont souvent ubiquistes et peu spécialisées alors que les espèces à stratégie *K* sont souvent très spécialisées et efficaces dans leur adaptation au milieu et à la concurrence.

Cette théorie est parfois considérée comme une approche bipolaire simpliste (BARBAULT, 1990), mais elle permet de mieux comprendre et de mieux expliquer la dynamique de certaines populations. Il existe bien entendu des intermédiaires entre les stratégies *r* et les stratégies *K*.

4. Notions de chorologie et d'autécologie forestières

Après s'être intéressé aux paramètres qui décrivent les populations, à leur diversité génétique et à leur dynamique, on va chercher à caractériser ici leur distribution géographique et leur autécologie.

4.1. Quelques éléments de chorologie

4.1.1. Les aires de distribution géographique : la notion de chorologie

Les espèces animales et végétales ne sont pas réparties uniformément à la surface du globe. Chacune d'elles y occupe une *aire* particulière, c'est à- dire une surface d'étendue variable, continue ou discontinue, qui circonscrit l'ensemble des localités où des individus de cette espèce se rencontrent à l'état spontané. Bien entendu, on peut avoir des phénomènes de migration et changement des aires de répartition au cours du temps.

La *chorologie* est la discipline qui étudie la délimitation et le déterminisme des aires des espèces, voire celles des genres, des familles, des ordres... Des notions de chorologie sont nécessaires au forestier pour mieux gérer son patrimoine (notion de région de provenance, connaissance des aires d'origine pour les essences allochtones...).

4.1.2. Les différentes aires

4.1.2.1. Les aires cosmopolites

Une aire est dite cosmopolite lorsqu'elle s'étend à toute la surface du globe. Bien entendu, ceci est très rare au niveau de l'espèce. Ainsi, sur 160 000 plantes supérieures connues, on évalue à 25 les espèces dont l'aire s'étend à 50 % de la surface terrestre. Les seuls cas qu'on puisse avoir sont soit :

- liés à l'existence d'un milieu relativement constant à l'échelle du globe (lentille d'eau, roseau...),
- liés à la présence de l'homme (chiendent, ortie, pissenlit, rumex...).

Le nombre d'exemples augmente avec le rang des unités systématiques. Ainsi, le genre *Festuca*, la famille des *Composées* ont des aires cosmopolites (LACOSTE et SALANON, 1969).

4.1.2.2. Les aires circumterrestres

Les aires circumterrestres sont celles qui s'étendent tout autour du globe, mais qui sont limitées à certaines latitudes. On peut citer par exemple le groseillier (genre *Ribes*) qui a une aire circumtempérée ou la famille des palmacées (aire circumtropicale), (LACOSTE et SALANON, 1969).

4.1.2.3. Les aires disjointes

Les aires disjointes sont des aires discontinues, fragmentées en deux ou plusieurs éléments. La distance entre les différents éléments est trop importante pour qu'elle puisse être franchie par les moyens de dissémination propres au taxon.

Aire de répartition du
Bouleau nain (*Betula
nana*, L.).
Cette essence
circumboréale et arctique
(Rameau et al., 1993)
n'est présente en France
que sur des stations
caractérisées par un climat
froid (opénum à l'étage
montagnard) dans les
tourbières ou dans les
clairières de forêts
résineuses.

Carte issue d'Emberger, in
LACOSTE et
SALANON, 1969



- aire continue
- stations isolées
- + stations fossiles

On conçoit actuellement qu'une espèce donnée apparaît à un endroit du globe, puis qu'il y a ensuite propagation. Les aires disjointes résulteraient soit du morcellement d'une aire initialement continue (*Betula nana*), soit de la migration par étapes, à partir d'une aire d'origine (genre *Crepis*), (LACOSTE et SALANON, 1969).

4.1.2.4. La notion d'endémisme

On dit d'une espèce (ou d'un taxon) qu'elle est

endémique d'un lieu quand son aire est strictement limitée à ce lieu. Ce territoire peut être plus ou moins vaste. En principe, plus l'ordre taxonomique est grand, plus le territoire est important. Autrement dit, on parle d'endémisme quand une espèce est cantonnée à l'intérieur des limites très tranchées d'un territoire (FISCHESSER et DUPUIS-TATE, 1996).

On peut donc avoir de l'endémisme à l'échelle d'une petite île, d'une montagne ou d'un continent. Toutes les zones qui sont isolées du reste du monde présentent en général un fort endémisme. Cela signifie que les zones de fort endémisme sont des régions dont la flore s'est trouvée isolée.

En France, les plus forts taux d'endémisme se trouvent dans les Pyrénées, les Alpes du sud et la Corse. On peut également citer les taux d'endémisme (nombre d'espèces endémiques par rapport au nombre total d'espèces) suivants (FISCHESSER et DUPUIS-TATE, 1996) :

- 20 % pour l'ensemble de l'Europe,
- 30 % pour les îles Canaries et pour la Corse,
- 85 % pour Madagascar,

• 90 % pour l'Australie.

Les plantes endémiques sont souvent menacées par l'introduction d'espèces allochtones due à l'Homme.

4.1.3. La notion de vicariance

On appelle *vicariantes* des espèces (voire d'autres unités taxonomiques) voisines par leurs caractères et qui jouent des rôles symétriques dans des territoires différents. On suppose que les espèces vicariantes ont une origine commune. Par exemple il existe un platane d'orient (*Platanus orientalis*) et un platane d'Amérique (*Platanus occidentalis*). Ces deux espèces sont vicariantes et ont un ancêtre commun. On parlera également de vicariance pour certaines espèces collectives comme l'espèce *Pinus nigra*.

On constate la même chose pour le hêtre (*Fagus* et *Nothofagus*).



- 1 - *Fagus grandifolia*,
- 2 - *Fagus sylvatica*,
- Fagus orientalis*,
- Fagus taurica*,
- 3 - *Fagus crenata*,
- Fagus japonica*
- 4 - *Nothofagus*

D'après LACOSTE
et SALANON,
1969.

4.1.4. La dynamique des aires de répartition

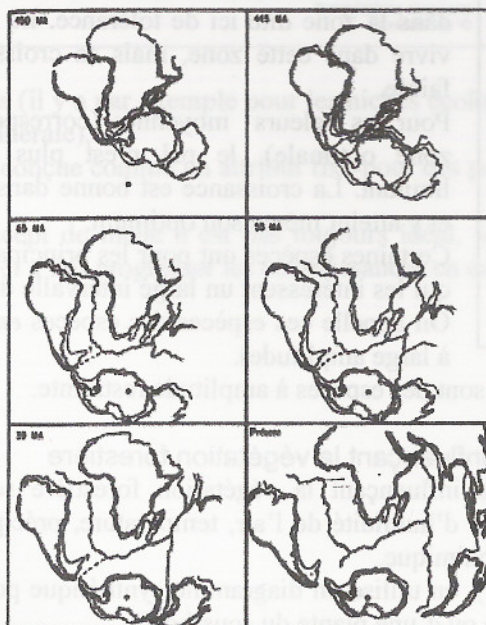
4.1.4.1. Quelques généralités

Les aires de répartition ne sont pas immuables et il existe une dynamique des aires de répartition. Pour s'en convaincre, on peut par exemple se référer à des découvertes paléontologiques qui prouvent l'existence passée d'espèces, de genres ou de familles dans des régions où on ne les trouve plus actuellement (OZENDA, 1982). On peut dire (FISCHESSER et DUPUIS-TATE, 1996) qu'en général, une aire continue caractérise une espèce en progression (comme le Tremble, par exemple) et qu'une aire morcelée caractérise une espèce en régression (Bouleau nain, par exemple). Toutefois, l'expansion d'une espèce peut aussi se faire par la colonisation de nouveaux territoires ce qui peut donner des aires disjointes.

4.1.4.2. Les éléments induisant la dynamique des aires

Reconstitution des étapes successives de la fragmentation du Gondwana (d'après BLONDEL, 1995).

La dérive des continents permet d'expliquer les similitudes qui existent par exemple entre les faves d'Afrique et d'Amérique du Sud.



L'évolution des aires de répartition (et surtout leur morcellement) est liée à des changements géologiques majeurs ou mineurs. Ainsi, des barrières naturelles ont été créées par le *mouvement des plaques continentales* (dérive des continents), par la *surrection des chaînes de montagne*, par le *développement de systèmes fluviaux*...

Les changements climatiques peuvent également - à une autre échelle - intervenir sur la répartition des végétaux. Ainsi, les *glaciations* du quaternaire ont profondément modifié la flore d'Europe. La figure ci-jointe montre la reconquête quaternaire de l'Épicéa après le dernier épisode glaciaire. Ce document a pu être établi grâce à l'analyse pollinique de nombreuses tourbières situées en Europe. On a alors bien une variation importante de son aire de répartition.

4.1.4.3. Dynamique des aires de répartition et spéciation

On sait que l'isolement spatial des populations est un préambule à la spéciation chez la plupart des groupes à reproduction sexuée (BLONDEL, 1995). Le fait que les aires de répartition évoluent peut donc être rapproché des phénomènes de spéciation. Ainsi, on peut avoir spéciation (BLONDEL, 1995) lorsque :

- les populations sont séparées par la création d'une barrière naturelle (chaîne de montagne, par exemple),
- des populations parviennent, par franchissement actif, à passer des barrières naturelles.

Les populations isolées peuvent alors avoir leur évolution propre et former de nouvelles espèces par cladogenèse. La vitesse de l'évolution dépend du degré d'isolement de la population, de ses effectifs, de son potentiel évolutif.

4.1.5. Exemples d'aires de répartition

Les aires de répartition des principales essences forestières seront traitées sous forme de fiches (autécologie et sylviculture des essences). Pour les autres essences ou les autres végétaux forestiers, des cartes chorologiques à l'échelle du territoire national sont disponibles dans la *Flore Forestière Française* (RAMEAU *et al.*, 1989 et 1993).

4.2. Quelques éléments d'autécologie

4.2.1. Qu'est-ce que l'autécologie ?

On définit l'autécologie comme « la science des réponses des espèces aux facteurs de l'environnement, en fonction de leurs physiologies et de leurs adaptations respectives » (FRONTIER et PICHOD-VIALE, 1993). Elle s'oppose à la synécologie.

4.2.2. L'autécologie et le forestier

L'autécologie des essences forestières est connue dans les grandes lignes, comme l'attestent divers ouvrages dont la *Flore Forestière Française* (Rameau *et al.*, 1989 et 1993). Cela permet au forestier de raisonner la conduite des peuplements et l'introduction d'essences lors de reboisements.

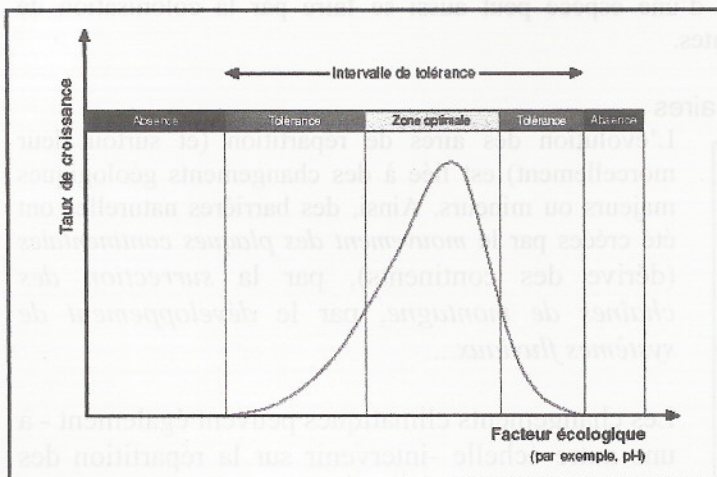
4.2.2.1. Notion de facteur limitant et de facteur létal

On parle de facteur *létal* quand la présence de ce facteur, ou son intensité interdit à une plante de s'installer ou de survivre. Par exemple, la présence de calcaire actif dans le sol peut être un facteur létal pour les plantes calcifuges.

Un facteur *limitant* est un « facteur écologique, qui par sa présence ou sa valeur, réduit l'action des autres facteurs, entravant ainsi la croissance et/ou le développement d'un organisme » (DELPECH *et al.*, 1985).

Par exemple, une station peut présenter un sol très favorable au Hêtre, avec une bonne profondeur, une bonne richesse minérale... mais une très faible pluviométrie qui limite la croissance de cette essence. Cette pluviométrie faible est alors un facteur limitant. On parle alors de *loi du minimum* : c'est le facteur limitant qui réduit la production, même si les autres facteurs sont optimaux.

Souvent, un même facteur peut être limitant ou létal, selon son importance :



Dans cet exemple, la plante considérée est absente pour les pH très bas et très élevés : dans ces domaines, le pH est un facteur létal. Le pH peut être aussi considéré comme un facteur limitant dans la zone dite ici de tolérance. La plante peut vivre dans cette zone, mais sa croissance y est faible.

Pour les valeurs moyennes (correspondant à la zone optimale), le pH n'est plus un facteur limitant. La croissance est bonne dans cette zone et y atteint même son optimum.

Certaines espèces ont pour les principaux facteurs qui les intéressent un large intervalle de tolérance. On appelle ces espèces des espèces *euryèces* (i.e. à large amplitude).

Par opposition, les espèces *sténoèces* sont des espèces à amplitude restreinte.

4.2.2.2. Les facteurs écologiques influençant la végétation forestière

Les principaux facteurs écologiques influençant la végétation forestière sont d'ordre climatique (intensité lumineuse, degré d'humidité de l'air, température, précipitations...), ou édaphique (réserve utile, richesse chimique, pH...). Souvent (Rameau *et al.*, 1989), on utilise un diagramme synthétique pour résumer l'autécologie d'une essence forestière ou d'une plante du sous-bois :

température									
humidité									
lumière									
sol									
autres									

4.2.3. La notion de niche écologique

Les notions d'autécologie qui ont été abordées avant présentent les exigences d'une espèce isolée en fonction des facteurs abiotiques de son milieu. Or, l'implantation d'une espèce dépend non seulement de ces facteurs abiotiques, mais également de facteurs biotiques (compétition, prédation, parasitisme...) dus aux autres espèces présentes sur le biotope.

Les écologues ont ainsi créé le concept de niche écologique qui correspond à « l'ensemble des conditions dans lesquelles vit et se perpétue une population » (HUTCHINSON, 1957 in BARBAULT, 1990).

Pour arriver à cela, diverses étapes de conception de la niche écologique ont été franchies (BLONDEL, 1995) :

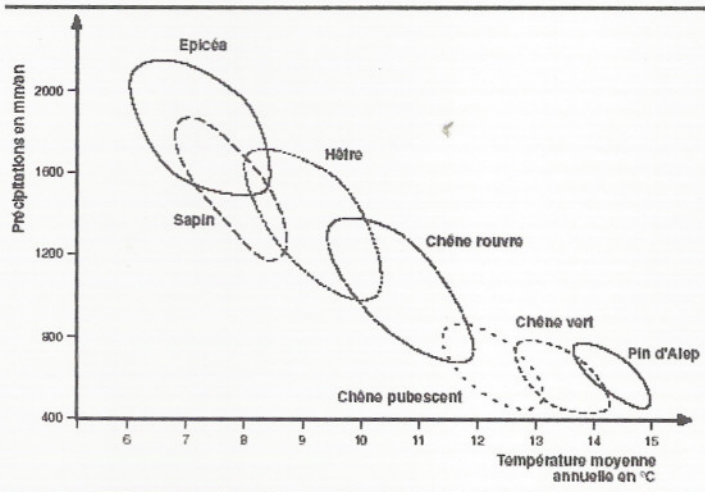
- En 1917, Grinnell définit la niche comme l'**ensemble des habitats** nécessaires à une espèce qui existent dans son aire de distribution (notion de niche géographique et suprapopulationnelle).

- En 1927, Elton introduit dans le concept de niche les **relations que les organismes entretiennent avec leur nourriture et leurs ennemis** (compétition, prédation, parasitisme), (notion de niche fonctionnelle et populationnelle).

- En 1957, Hutchinson conçoit et modélise la niche écologique comme un **hypervolume à n dimensions** (notion de niche fonctionnelle, populationnelle et modélisée). Par exemple, la niche d'une essence forestière peut être représentée par les axes suivants : réserve utile du sol, pH, richesse en azote, précipitations annuelles, température, nombre de parasites défoliateurs, nombre d'insectes pollinisateurs... On conçoit aisément que les axes définissant une niche écologique sont extrêmement nombreux et qu'on ne peut pas tous les atteindre.

Ainsi, on arrive à l'idée que la niche écologique concerne non seulement l'habitat d'une espèce, mais également ses relations avec les autres êtres vivants (parasitisme, prédation, compétition, associations...) ce que certains auteurs (DAJOZ, 1996 ; FISCHESSE et DUPUIS-TATE, 1996) appellent son "métier".

Les nombreuses dimensions relatives à la vision de Hutchinson ne sont pas faciles à manipuler. Il faudrait pour cela connaître un nombre très important de critères ce qui est la plupart du temps impossible. C'est pour cela qu'on résume parfois les niches écologiques de certaines espèces à l'aide de quelques *critères de synthèse* qui semblent être les plus pertinents.



Par exemple, pour les essences forestières, on peut considérer tous les couples température moyenne annuelle/précipitations annuelles pour lesquelles on trouve une essence donnée. On parle alors d'une niche *pluviothermique* (BARBAULT, 1990) pour bien montrer que l'on ne s'intéresse pas à la totalité de la niche écologique.

Le schéma présente les niches pluviométriques de différentes essences forestières (LEBRETON, 1978 in BARBAULT, 1990).

Le concept de niche écologique est parfois discuté (BLONDEL, 1995). En effet :

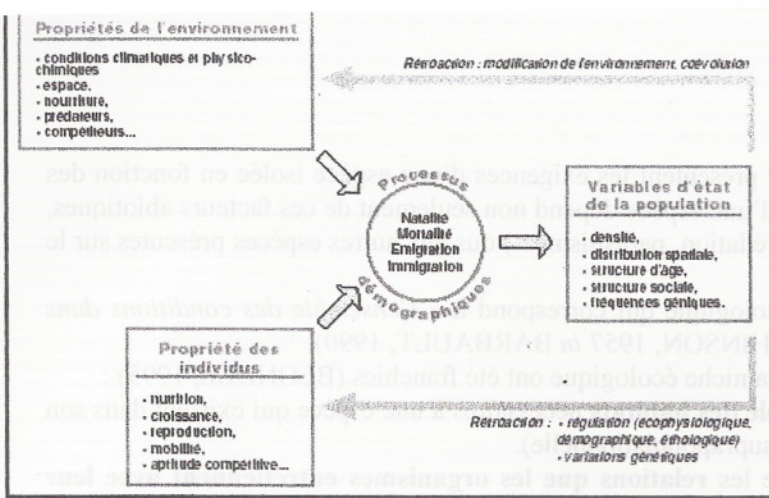
- toutes les dimensions de la niche écologique ne peuvent être explorées,

- de nombreuses dimensions de la niche ne sont pas

indépendantes (il y a par exemple pour les niches écologiques d'essences forestières, des interactions entre le pH et la richesse minérale),

- la niche est conçue comme un attribut fixe pour des populations habitant des environnements invariants, ce qui est irréaliste...

Ainsi, le concept de niche n'est pas toujours idéal, loin de là, mais il peut néanmoins apporter de nombreuses informations et a fait progresser les connaissances en écologie



5. Le système population-environnement

Au fur et à mesure de l'avancement de ce chapitre, on a pu constater que les populations présentent des caractéristiques déterminées, un polymorphisme génétique, une dynamique, des stratégies biodémographiques...

De plus, on a pu constater que les espèces peuvent être caractérisées par leur chorologie et possèdent une niche écologique. On en arrive à l'idée que les populations sont intimement liées à leur environnement. Des écologues ont ainsi modélisé ceci par la création d'un **système**

population-environnement comme l'illustre le schéma. (d'après BERRYMAN, 1981 in BARBAULT, 1990).

